Patagotitan

Patagotitan is een geslacht van reusachtige plantenetende sauropode dinosauriërs behorend tot de Titanosauriformes. Het leefde tijdens het late Onder-Krijt (Laat-Albien,[1][2] ongeveer 101,62 ± 0,18 miljoen jaar geleden) in het gebied van de huidige provincie Chubut (Patagonië, Argentinië). De enige benoemde soort van het geslacht, ***Patagotitan mayorum***, is de tot nu toe grootste beschreven en een van de meest volledig bekende soorten Titanosauria, en de tot nu toe grootste bekende dinosauriër.

Patagotitan	
Status: **Uitgestorven, als fossiel bekend**	
Taxonomische indeling	
Rijk:	Animalia (Dieren)
Stam:	Chordata (Chordadieren)
Klasse:	Reptilia (Reptielen)
Superorde:	Dinosauria (Dinosauriërs)
Orde:	Saurischia
Onderorde:	Sauropodomorpha
Infraorde:	Sauropoda klade Eusauropoda klade Neosauropoda klade Macronaria klade Titanosauriformes klade Titanosauria klade Eutitanosauria klade Lognkosauria
Geslacht	
Patagotitan Carballido *et al.*, 2017	
Typesoort	
***Patagotitan mayorum* Carballido *et al.*, 2017**	
Afbeeldingen op Wikimedia Commons	
Portaal	**Biologie** **Herpetologie**

Inhoud

Vondst en naamgeving

In 2008 werden op de *La Flecha Farm* van de familie Mayo, ongeveer 250 km ten westen van Trelew in de Argentijnse provincie Chubut, de eerste beenderen (een deel van een dijbeen) van een dinosauriër, die in 2017 de naam *Patagotitan mayorum* zou krijgen, als dusdanig herkend door de landarbeider Aurelio Hernández. *"Patago"* is afgeleid van Patagonië, een gebied in het uiterste zuiden van Zuid-Amerika, dat het zuiden van zowel Chili als Argentinië omvat, en van *"titan"*, een god uit de Griekse mythologie die grote omvang en kracht symboliseert. De geslachtsnaam *Patagotitan* betekent dus "titaan van Patagonië". De soortaanduiding *mayorum* eert de familie Mayo voor hun gastvrijheid op de *La Flecha Farm* tijdens de opgravingen. De vondst werd gerapporteerd aan P. Puerta van het *Museo Paleontoloǵico Egidio Feruglio* (MPEF). De opgravingen werden door paleontologen van dit museum uitgevoerd, onder leiding van Jose Luis Carballido en Diego Pol. In december 2012 vond een voorbereidende paleontologische expeditie plaats en tijdens een volgende expeditie in januari 2013 werden de eerste fossiele beenderen blootgelegd en geborgen, waaronder een schaambeen (catalogusnummer MPEF-PV 3399/40-4) en het grootste dijbeen (238 cm lengte) (MPEF[3]-PV[4] 3399/44) van de paleontologische site op *La Flecha Farm*. Met gedeeltelijke financiering door *The Jurassic Foundation* werden zeven expedities uitgevoerd tussen januari 2013 en februari 2015, waarbij meer dan tweehonderd fossielen, onder meer 57 tanden van Theropoda en ongeveer 130 beenderen van Sauropoda geborgen werden. Alle sauropode beenderen zijn toegeschreven aan *Patagotitan mayorum*. Ze zijn afkomstig uit dezelfde groeve, *La Flecha* (FLV), maar uit drie verschillende beenderhoudende lagen (FLV1, FLV2 en FLV3). Op hetzelfde niveau, op driehonderd meter ten westen van de eerste groeve, werd een tweede kleine groeve geopend (FLV4). Hier werd een aaneengesloten reeks van acht staartwervels blootgelegd met de bijbehorende chevrons[5] in anatomische positie, evenals twee schaambeenderen. Sommige

beenderen wogen meer dan 500 kg. Het was dus een zware opgave om deze over dikwijls zwaar geaccidenteerd terrein naar de dichtstbijzijnde stad op drie uur rijden van de vindplaatsen te verplaatsen. In 2016 werd een afgietsel van het skelet opgesteld in het American Museum of Natural History te New York. Omdat het door zijn lengte van 37 meter niet in één zaal paste, reikte een deel van de nek met de gereconstureerde schedel tot in de ontvangsthal van het museum.

In 2017 werd de enige soort van het geslacht *Patagotitan* en eveneens de typesoort *Patagotitan mayorum Carballido et al.*, 2017 beschreven en benoemd door José Luis Carballido, Diego Pol, Alejandro Otero, Ignacio Alejandro Cerda, Leonardo Salgado, Alberto Carlos Garrido, Jahandar Ramezani, Néstor Ruben Cúneo en Javier Marcelo Krause.

Geologie

De *La Flecha*-groeve maakt deel uit van de Cerro Barcino-formatie (ook wel de Gorro Frigio-formatie genoemd). Deze formatie is het bovenste deel van de Chubut Group (Cañadón Asfalto Basin). De Krijtontsluitingen van de Chubut Group strekken zich van het midden en zuiden van de provincie Chubut tot het noorden van Santa Cruz uit.[6] De Cerro Barcino-formatie beslaat de etages Hauterivien, Barremien, Aptien en Albien (132,9 tot 100,5 miljoen jaar geleden) uit het Onder-Krijt en de etage Cenomanien (100,5 tot 93,9 miljoen jaar geleden) uit het Boven-Krijt.


Patagotitan Mayorum

De Cerro Barcino-formatie werd afgezet in het centrale deel van de provincie Chubut en is een voornamelijk fluviatiele formatie, rijk aan pyroclastisch gesteente.[7][8][9] De afzetting gebeurde tijdens een periode van plaatselijke tektonische daling (subsidentie), waarbij opeenvolgende, in dikte varierende lagen als de lagen van een cake op elkaar gestapeld werden.[7][10] Afzonderlijke zandsteenconcentraties, die de opvulling vertegenwoordigen van paleorivierkanalen vervat in door vulkanische as gedomineerde afzettingen van een overstromingsvlakte, kenmerken de formatie. Het voorkomen van Ostracoda en in zoet water levende groene algen (Charophyta) in fijnkorrelige sedimenten van de Cerro Barcino-formatie wijst op de ontwikkeling van tijdelijke waterlichamen.[11][12][13] Een waterlichaam is een onderscheiden oppervlaktewater van aanzienlijke omvang, zoals een meer, een stroom, een rivier, een strook kustwater enz. Codignotto et al.[14] heeft de Cerro Barcino-formatie in vijf *members* onderverdeeld, van oud naar jong: Puesto La Paloma, Cerro Castaño, Las Plumas en Puesto Manuel Arce/Bayo Overo. Een *member* is een deel van een formatie met een lithologische samenstelling die verschilt van de rest van die formatie. De *La Flecha*-groeve maakt deel uit van de Cerro Castaño Member, waarvan de samenstelling sterk beïnvloed werd door fall-out van vulkanische as.[8][9][15] Reeds in 2000 rapporteerden Rich et al.[16] en in 2004 Cladera et al.[9] fossielen van gewervelden. In de Cerro Castaño Member werden drie soorten fluviatiele systemen herkend die zich tijdens, kort na en lang na vulkaanuitbarstingen ontwikkelden.[9] De *La Flecha*-groeve toont een eentonige opeenvolging van zandige *mudstones*[17] en modderige zandsteen met dunne tussenliggende lagen tufsteen en fijnkorrelige zandsteen.

Geochronologie

Uit het interval tussen de beenderhoudende lagen FLV1 en FLV2 van de *La Flecha*-groeve, meer bepaald dertig cm boven FLV1 of ongeveer 4,5 meter onder de basis van de Las Plumas Member van de Cerro Barcino-formatie, werd een staal tufsteen bevattende siltsteen verzameld voor radioisotopische datering. Zirkoonkristallen die van dit staal gescheiden werden, werden geanalyseerd door gebruik te maken van uranium-lood (U-Pb)-isotoop-dilutiemassaspectrometrie[18] volgens de gedetailleerde procedures zoals beschreven in Ramezani et al.[19] Tufsteenhoudende of vulkanoclastische sedimenten (vulkanische as, puimsteen en brokken gesmolten of gestolde lava) die in een continentale, fluviatiele omgeving afgezet werden, bevatten typisch geërodeerd of restgesteente afkomstig van oudere gesteenten die de bepaling van de werkelijke ouderdom van de onderzochte sedimenten bemoeilijken. De berekening van de ouderdom van het staal werd gebaseerd op de gewogen gemiddelde 206Pb/238U-ouderdom van een uit statistisch oogpunt coherente cluster van de jongste zirkoonanalyses van het staal, aangenomen dat er minstens drie van die analyses in de cluster zitten. Omdat er geen andere stratigrafische factoren zijn, buiten restgesteente afkomstig van oudere gesteenten, die de ouderdomsbepaling kunnen bemoeilijken, wordt deze gewogen gemiddelde 206Pb/238U-ouderdom geïnterpreteerd als de maximum ouderdom van de afzetting van de beenderhoudende horizonten. De zirkoonkristallen die uitgeselecteerd werden voor de analyses waren prisma's met meerdere facetten (oppervlakken). De meeste zirkoonkristallen hadden zichtbare insluitsels van gesmolten glas. Er was geen bewijs van abrasie of ronding.

Dertien zirkoonanalyses van het genomen staal ('Cenizo-P') vielen in het 206Pb/238U-ouderdomsinterval van 313,84 ± 0,19 tot 101,55 ± 0,18 miljoen jaar (Ma). De drie jongste analyses vormen een coherente cluster met een gewogen gemiddelde 206Pb/238U-ouderdom van 101,62 ± 0,11/0,14/0,18 Ma en een kwadratisch gemiddelde van gewogen afwijkingen ('MSWD' of *mean square of weighted deviates*) van 0,57. De ouderdom van 101,62 ± 0,18 miljoen jaar valt volgens de tijdschaal GTS2012[2][20] in de etage Albien, meer bepaald in het Laat-Albien (Laatste Onder-Krijt), en is de beste schatting van de maximum ouderdom van de beenderhoudende lagen in de *La Flecha*-groeve. Het stemt ook overeen met de uranium-lood-CA-TIMS[21]-zirkoongeochronologie van de middenste en onderste intervals van de Cerro Castaño Member van de Cerro Barcino-formatie en met de "Onder"-Cenomanien-minimumouderdom van de bovenste lagen van de Chubut Group gebaseerd op SHRIMP[22] U-Pb geochronologie.[23] Men kan dus stellen dat de uitgerekende ouderdom van 101.62 ± 0.18 Ma het werkelijke tijdstip van de afzetting van de Cerro Castaño Member in de *La Flecha*-groeve redelijk benaderd. Maar door de beperkte gegevens waar men zich voor de ouderdomsbepaling op kon baseren kan niet uitgesloten worden dat het werkelijke tijdstip van afzetting van de beenderhoudende horizonten in het Boven-Krijt ligt.

Tafonomie

Algemeen


Afgietsel van het skelet van *Patagotitan mayorum*, opgesteld in het American Museum of Natural History te New York.

Volgens Carmona et al.[24] wijzen de tafonomische kenmerken van de fossielhoudende lagen erop dat deze in een gebied met lage sedimentatiesnelheid gevormd werden. Een lage sedimentatiesnelheid betekent ook dat de kadavers vóór de uiteindelijke inbedding door bedekkende sedimenten niet door stromend water van uit een andere locatie konden aangevoerd zijn. De fijnkorrelige zandsteen, de heterolithische[25] facies en de tufsteen bevattende siltsteen van de *La Flecha*-groeve worden beschouwd als zijnde afgezet tijdens sporadische overstromingen en neerslag van sedimentpartikels op een overstromingsvlakte met meanderende rivieren. De kracht van het stromend water was onvoldoende om grote beenderen te verplaatsen, zodat mechanisch transport als oorzaak van de beenderopeenhoping in de groeve niet plausibel is. De verschillende wijzen van preservatie van de beenderen en de graad van disarticulatie suggereren, vooral voor de afzonderlijk gevonden beenderen, een lange blootstelling aan de lucht. De drie verschillende beenderhoudende lagen (FLV1, FLV2 en FLV3) zijn duidelijk het resultaat van drie verschillende sterfte-evenementen. Tussen de specimina die in de beenderlagen FLV1 en FLV3 gevonden werden zijn er ook onderlinge verschillen in verweringsgraad en in preservatie. Deze verschillen worden toegewezen aan verschillende tijdstippen van blootstelling aan de lucht vooraleer de kadavers door overstromende sedimenten bedekt werden. Het MNI (*Minimum Number of Individuals*) van FLV1 is drie, van FLV2 is één en van FLV3 is twee.

Beenderhoudende horizonten

De voorkant van de *La Flecha*-groeve is 3,43 meter hoog. De beenderen werden in drie verschillende, dicht bij elkaar gelegen horizonten gevonden. Een horizont is ofwel een gesteentelaag met een duidelijk andere lithologische samenstelling in een stratigrafische opeenvolging van sedimentaire of vulkanische gesteenten, of een onderscheiden laag of dunne gesteentelaag met een karakteristieke lithologische samenstelling of karakteristieke fossieleninhoud binnen een stratigrafische opeenvolging.

De eerste beenderhoudende horizont, FLV1, heeft een dikte van 40 cm en bevat een specimen dat gedeeltelijk in anatomisch verband ligt (catalogusnummer MPEF-PV 3399) en afzonderlijke beenderen van minstens twee andere, 10 tot 20% kleinere specimina. De meeste beenderen in FLV1 worden beschouwd als afkomstig van één individu (MPEF-PV 3399) en waren in twee dicht bij elkaar liggende clusters gegroepeerd. Een van deze clusters bevat de achterste halswervels en halswervelribben. De tweede cluster bestaat uit drie achteraan gelegen ruggenwervels, een dicht bij elkaar liggende ellepijp en spaakbeen, een dijbeen, twee zitbeenderen en twee schaambeenderen, ribben, gedeeltelijk bewaard gebleven voorste en middelste staartwervellichamen en chevrons. De afzonderlijke beenderen in FLV1 zijn een verweerd wervellichaam van een halswervel (MPEF-PV 3390), twee rechteropperarmbeenderen (MPEF-PV 3395 en MPEF-PV 3396) waarvan bij beide de beide uiteinden slecht gepreserveerd zijn, een bijna volledig dijbeen (MPEF-PV 3394) dat kleiner is dan het dijbeen van MPEF-PV 3399, twee fragmentarische kuitbeenderen van verschillende afmetingen (MPEF-PV 3391 en MPEF-PV 3392), enkele gebroken ribben en fragmenten van staartwervels. Terwijl het individu MPEF-PV 3399 goed gefossiliseerd is met beenderen in anatomisch verband, beschikken we van de twee andere specimina slechts over zwaar verweerde beenderen, onder meer de dijbeenderen en de kuitbeenderen. Alhoewel het niet kan uitgesloten worden dat sommige van deze verweerde beenderen toch van MPEF-PV 3399 afkomstig kunnen zijn, bijvoorbeeld een van de twee dijbeenderen of kuitbeenderen, moeten de andere beenderen toch tot een tweede en een derde dier behoord hebben. Een van de bijna even grote rechteropparmbeenderen MPEF-PV 3395 of MPEF-PV 3396 en het afzonderlijk gevonden dijbeen MPEF-PV 3394, dat kleiner is dan het dijbeen van MPEF-PV 3399, moeten tot het tweede en het derde individu behoort hebben.

De tweede beenderhoudende horizont, FLV2, bevindt zich één meter boven FLV1 en heeft een dikte van 30 cm. Het is fossielarm en bevat slechts drie afzonderlijke beenderresten, fragmentarische dorsale ribben die niet geborgen werden en een afzonderlijk rechteropperarmbeen (MPEF-PV 3397) dat goed gefossiliseerd en het grootste opperarmbeen van de *La Flecha*-groeve is.

De derde horizont, FLV3, bevindt zich 40 cm boven FLV2 en is 35 cm dik. FLV3 bevat het holotype (**MPEF-PV 3400**) van *Patagotitan mayorum* Carballido *et al.* 2017 en de verspreide beenderen van nog minstens één dier, onder meer het derde dijbeen (MPEF-PV 3394) van de drie dijbeenderen die in FLV3 gevonden werden. Dit derde dijbeen is slecht gepreserveerd en draagt sporen van vertrappeling op het verpletterde proximale uiteinde. Het holotype **MPEF-PV 3400**, een gedeeltelijk skelet zonder de schedel, is heel goed bewaard gebleven met meerdere beenderen in anatomische positie. Het is hierdoor, en omdat het autapomorfe kenmerken draagt die de soort definiëren, dat het als holotype geselecteerd werd. Het bestaat uit twee voorste halswervels, een reeks van acht ruggenwervels, zes vooraan gelegen staartwervels, het rechterschouderblad en coracoid (dus het rechter scapulacoracoid), de beide borstbeenderen, de beide schaambeenderen, de beide dijbeenderen, ribben en drie chevrons.[5] De schaam- en dijbeenderen lagen dicht bij elkaar, maar niet in anatomische positie. Hetzelfde geldt voor onder meer het coracoid en het schouderblad en de twee borstbeenplaten. Drie vooraan gelegen staartwervels, de nummers 3-4-5, met hun corresponderende chevrons (de eerste en tweede chevrons), lagen in anatomisch verband.

Het meest volledige paratype draagt het catalogusnummer MPEF-PV 3399. Dit specimen is gedeeltelijk in anatomisch verband en bestaat uit zes achterste halswervels, één voorste, één middelste en twee achterste ruggenwervels, één voorste en zestien achterste staartwervels, ribben en chevrons, een linkerellepijp, een linker spaakbeen, de beide zitbeenderen, de linkerschaambeenderen en een linkerdijbeen. Bijkomende paratypes zijn een afzonderlijk gevonden tand (MPEF-PV 3372), een afzonderlijk gevonden achterste staartwervel (MPEF-PV 3393), twee linkeropperarmbeenderen (MPEF-PV 3395 en MPEF-PV 3396), een rechteropperarmbeen (MPEF-PV 3397), een linker- (MPEF-PV 3375) en een rechterdijbeen (MPEF-PV 3394) en twee deels gepreserveerde kuitbeenderen (MPEF-PV 3391 en MPEF-PV 3392). In totaal werden in de *La Flecha*-groeve de beenderen van zes individuen aangetroffen.

Beschrijving



Dijbeen van het holotype **MPEF-PV 3400** in het *Museo Paleontológico Egidio Feruglio* te Trelew, Chubut, Argentinië. Laat-Albien (laat Onder-Krijt) van de *Cerro Barcino*-formatie, provincie Chubut, Patagonië, Argentinië.

Wervels

Halswervels

Negen halswervels zijn gepreserveerd, zowel voorste, middelste als achterste. De achterste zijn slecht bewaard gebleven en zijn van voor naar achter samengedrukt. De wervellichamen van de voorste en middelste halswervels zijn sterk verlengd. Ze hebben geen pleurocoelen, maar pneumatoporen aan de zijkant. Dit zijn gaten waardoorheen uitlopers van luchtzakken het holle binnenste van de wervel bereikten. Pleurocoelen zijn gepaarde holle depressies op de zijkanten van de wervels van Dinosauria die dienen om het gewicht van de wervels te verminderen zonder aan stevigheid in te boeten. De voorste en middelste halswervels hebben enkelvoudige doornuitsteeksels die vanuit het midden naar de zijkant samengedrukt zijn. Bij *Patagotitan* is het door slechte preservering niet mogelijk te bepalen of de achterste halswervels zijwaarts verbrede doornuitsteeksels hadden, zoals bij *Mendozasaurus*,[26] *Futalognkosaurus*[27] en *Ligabuesaurus*.[28] De achterste halswervels hebben diepe pleurocoelen die in het inwendige, geperforeerde beenweefsel uitkomen.

Ruggenwervels



Ruggenwervel in het *Museo Paleontológico Egidio Feruglio* te Trelew, Chubut, Argentinië. Laat-Albien (laat Onder-Krijt) van de *Cerro Barcino*-formatie, provincie Chubut, Patagonië, Argentinië.

Alle ruggenwervels hebben diepe pleurocoelen die in het inwendige, geperforeerde beenweefsel uitkomen. Afgaande op de morfologische verschillen tussen de dorsale wervels kunnen negen verschillende wervels geïdentificeerd worden. Gebaseerd op vergelijkingen met de ruggenwervels van andere Titanosauria, en in de veronderstelling dat er tien ruggenwervels waren zoals bij de nauw verwante *Futalognkosaurus* en voor de meeste titanosauriërs waarvan de ruggenwervels volledig zijn, zijn alle ruggenwervels van *Patagotitan* aanwezig met de uitzondering van de vierde ruggenwervel. Een ruggenwervel van het holotype en een ruggenwervel van het meest volledige paratype worden beschouwd als de derde ruggenwervel. Deze beide wervels hebben gemeenschappelijke, algemene morfologische kenmerken en een merkwaardige combinatie van karakteristieken: het voorkomen van een hyposfeen achteraan en de afwezigheid van een hypantrum vooraan.[29] De afwezigheid van hyposfeen-hypantrum-gewrichten in de andere middelste en achterste ruggenwervels toont aan dat dit extra gewricht alleen tussen de derde en vierde ruggenwervel van *Patagotitan* aanwezig was, dit in de veronderstelling dat in de niet-bewaarde vierde ruggenwervel een hypantrum aanwezig was. Omdat het hyposfeen-hypantrumgewricht tijdens de evolutie van de Sauropoda verloren ging, is het behoud van dit plesiomorf 'gewricht' tussen de derde en vierde ruggenwervel een voorheen onbekend verschijnsel onder sauropoden. Het behoud van dit extra gewricht in de voorste en middelste wervels van *Patagotitan* is evolutionair intrigerend. Het kan echter verband houden met de biomechaniek die volgt uit de extreme grootte van het dier, omdat de positie waar het extra gewricht zich bevindt hetzelfde gebied is als de anatomische positie van het schouderblad[30] en het punt met de meeste wringspanning, zoals vastgesteld bij andere sauropoden.[31] Laminae[32] zijn in de ruggenwervels van *Patagotitan* goed ontwikkeld. Bij *Argentinosaurus* zijn deze minder ontwikkeld. De doornuitsteeksels van de ruggenwervels zijn hoog en dragen dunne en lange prespinale[33] en postspinale[34] laminae[32] en driehoekige vleugelvormige uitsteeksels, identiek aan die van *Argentinosaurus*.

Staartwervels

De eerste staartwervel heeft vooraan een vlak gewrichtsoppervlak en een bij uitstek convex (bol) achterste gewrichtsvlak, terwijl de wervellichamen van de volgende staartwervels procoel zijn (hol van voren). De gewrichtsmorfologie van de eerste staartwervel van de twee meest volledige specimina van *Patagotitan* (MPEF-PV 4000 en MPEF-PV 3399) is uniek onder Titanosauria omdat deze verschilt van de morfologie van de procoele voorste staartwervels van andere basale titanosauriërs, zoals bijvoorbeeld *Futalognkosaurus* en de biconvexe (voor- en achteraan bol) staartwervels bij vele Lithostrotia en verwante genera, zoals bijvoorbeeld *Dreadnoughtus*. Het wervellichaam van de voorste en middelste staartwervels heeft een opvallend concaaf (hol) lateraal oppervlak.[35] De achtste staartwervel heeft een onmiskenbaar hoog dwarsuitsteeksel dat gevormd wordt door een breed stuk, zijdelings uitstekend been. Dit uitsteeksel is tot minstens de achtste staartwervel aanwezig en ontbreekt bij de middelste staartwervels. Tussen de achtste staartwervel en de middelste staartwervels kan het niet aangetoond worden. Het dwarsuitsteeksel van *Patagotitan* heeft een zekere gelijkenis met het vleugelvormige dwarsuitsteeksel bij Diplodocoidea. Bij *Patagotitan* is de dorsale rand van het dwarsuitsteeksel veel korter dan de ventrale rand. Bij Diplodocoidea heeft het dwarsuitsteeksel een opmerkelijk lange dorsale rand die even lang is als de ventrale rand en dorsolateraal (aan de zijkant van de rugzijde) georiënteerd is.[36] De morfologie van het dorsoventraal (aan de onderkant van de rugzijde) hoge dwarsuitsteeksel van de voorste staartwervels van *Patagotitan* vertoont gelijkenis met dezelfde morfologie bij *Futalognkosaurus* en *Mendozasaurus*. Maar het verschilt van het dorsoventraal lage dwarsuitsteeksel bij basale Macronaria zoals *Tastavinsaurus*, *Camarasaurus* en *Brachiosaurus* en andere titanosauriërs, zoals *Notocolossus* en *Dreadnoughtus*. De doornuitsteeksels van de voorste staartwervels zijn opvallend hoog (1,5 keer de hoogte van de wervellichamen) en breed en verschillen van de smalle doornuitsteeksels die algemeen zijn bij titanosauriërs buiten de klade Lognkosauria, zoals *Epachthosaurus*, *Dreadnoughtus* en *Malawisaurus*. De voorste staartwervels hebben dunne overlangse laminae[32] die dorsaal divergeren vanuit de prespinale[33] en postspinale[34] laminae. Dit kenmerk werd voorheen als

een autapomorfie voorgedragen voor het geslacht *Bonitasaura*.[37] De dorsale rand van het doornuitsteeksel van de voorste staartwervels is opvallend concaaf. Hierdoor wordt een kleine gevorkte stekel gevormd waarvan de laterale tippen naar voren gericht zijn. Dit is een onderscheidend kenmerk van *Patagotitan*, vastgesteld in de specimina **MPEF-PV 3400** en MPEF-PV 3399.

De morfologie van de staartwervels vertoont meerdere aanpassingen ten opzichte van deze morfologie bij voorouderlijke titanosauriërs wat betreft de aanhechtingspunten van de staartspieren, zoals bijvoorbeeld het groot primair lateraal oppervlak van de wervellichamen, de hoge en brede doornuitsteeksels en de hoge dwarsuitsteeksels. Uit dunne beenplaatjes die uit de hoge dwarsuitsteeksels en uit de dorsale tip van de doornuitsteeksels van de staartwervels genomen werden blijkt dat het primair been[38] van de cortex uit avasculair beenweefsel[39] bestaat dat door ruwe vezels van Sharpey gevormd wordt. De apomorfe vorm van het transversale uitsteeksel zorgt voor een vergroting van de aanhechtingsplaatsen van de staartspieren *musculus caudofemoralis longus*, *musculus ilio-ischiocaudalis* en *musculus spinalis*. Dit kenmerk wijst op aanpassingen aan het spierapparaat en op een toename van staartspiermassa als gevolg van de gigantische lichaamsafmetingen.

Schoudergordel

De borstbeenderen,[40] het schouderblad, het coracoid, het opperarmbeen, de ellepijp en het spaakbeen zijn bewaard gebleven. Het coracoid is proximodistaal[41] korter dan het gewricht met het schouderblad. Het uitsteeksel van het schouderblad, het acromion, is goed ontwikkeld en is achterwaarts gericht. Het schouderblad is achteraan verbreed en staat onder een hoek van 45° ten opzichte van het gewricht met het coracoid. Het robuuste opperarmbeen heeft een vierkante proximolaterale[42][43] hoek, een rechte laterale rand langs het proximale derde deel van het been en vlakke distale condyli. Een grote uitstulping op het posterolateraal[44] oppervlak is een onderscheidend kenmerk dat bij alle drie de opgegraven opperarmbeenderen voorkomt. Het vertoont gelijkenis met dezelfde structuur bij enkele afgeleide Lithostrotia, zoals bijvoorbeeld *Opisthocoelicaudia* en *Neuquensaurus*. De drietakkige ellepijp heeft een diepe depressie waarin de voorste rand van de kop van het spaakbeen past wanneer de voorpoot gebogen wordt. Het olecranon, het meest proximale deel (het dichtst bij de schouder) van de ellepijp, is zwak ontwikkeld. De distale condyli van het spaakbeen staan loodrecht ten opzichte van de lengte-as van het been.



Schouderblad, opperarmbeen, ellepijp en spaakbeen in het *Museo Paleontológico Egidio Feruglio* te Trelew, Chubut, Argentinië. Laat-Albien (laat Onder-Krijt) van de *Cerro Barcino*-formatie, provincie Chubut, Patagonië, Argentinië.

Bekkengordel en ledematen

Het schaambeen is groter dan het zitbeen. De lengte van het gewricht schaambeen-zitbeen bedraagt ongeveer de helft van de lengte van het schaambeen. Het zitbeen heeft een duidelijk uitsteeksel en een robuuste onderste schacht die eindigt op het niveau van de voet van het schaambeen. Niettegenstaande deze robuust is, is de schacht van het zitbeen niet even proportioneel kort als bij de meeste Lithostrotia (bijvoorbeeld *Malawisaurus* en *Neuquensaurus*), waarbij deze schacht niet langer is dan twee maal de breedte van de schacht. Het dijbeen heeft een massieve kop en vertoont duidelijke inkepingen voor de aanhechting van spieren. Het laterale uitsteeksel is goed ontwikkeld in het eerste kwart van de lengte van het dijbeen en het vierde dijbeenuitsteeksel[45] bevindt zich ter hoogte van het eerste derde van deze lengte. Alle vijf de gepreserveerde dijbeenderen hebben een rechte laterale rand langs het achterste vierde van hun lengte, waardoor een grote epicondylus gevormd wordt. Een epicondylus is een knobbel aan een gewricht voor de aanhechting van spieren. Zoals in *Bonitasaura* is de condylus van het kuitbeen van achteren bekeken korter dan de condylus van het scheenbeen.

Onderscheidende kenmerken

Carballido et al. stelden negen kenmerken vast die *Patagotitan mayorum* van andere Lognkosauria en andere Titanosauria onderscheiden:

- De drie eerste ruggenwervels hebben een kam (lamina prezygodiapophyse) die tussen het voorste gewrichtsuitsteeksel en het zijdelingse uitsteeksel loopt. Deze kam staat vertikaal

  omdat het voorste gewrichtsuitsteeksel zich aanzienlijk hoger bevindt dan het zijdelingse.

- Bij de eerste twee ruggenwervels heeft de naar onder lopende kam (lamina prezygodiapophyse) van de zijkant van het doornuitsteeksel een ventrale bobbel.
- De secundaire uitsteeksels van het hyposfeen-hypantrum gewricht komen enkel voor in de verbinding tussen de derde en vierde ruggenwervel.
- De middelste en achterste ruggenwervels hebben vertikale doornuitsteeksels.
- Bij de eerste staartwervel heeft het wervellichaam vooraan een vlak en achteraan een bol gewrichtsvlak.
- De zijdelingse breedte van de doornuitsteeksels van de voorste staartwervels is vier tot zes keer groter dan hun totale lengte.
- De doornuitsteeksels van de voorste staartwervels zijn ietwat gevorkt.
- Het opperarmbeen heeft een duidelijke uitstulping aan de achterste buitenkant.
- De onderste helft van het dijbeen heeft aan de buitenkant een rechte rand.

Histologie

Onderzoeksmethode

Van vijf individuen van *Patagotitan* werden uit grote beenderen dunne plaatjes gesneden, ook uit de dijbeenderen van het holotype (MEPF-PV 3400/27, MPEF-PV 3400/26) en van de paratypes (MPEF-PV 3375, MPEF-PV 3394, MPEF-PV 3397, MPEF-PV 3399/44). De resultaten van het histologisch onderzoek van deze plaatjes werden aangewend om het groeistadium van elk individu in te schatten. Er werd ook onderzocht of de zwaar gerichelde uitwendige textuur van de dwarsuitsteeksels en van de top van de wervelbogen van de voorste staartwervels dienden als aanhechtingsplaats voor sterke ligamenten. Hiervoor werden een doorsnede van het dwarsuitsteeksel van een tweede staartwervel (MPEF-PV 3400/17) en longitudinale en transversale secties van de top van een eerste staartwervel (MPEF-PV 3400/11) bestudeerd. Deze dunne beenplaatjes werden in het *Museo Paleontológico Egidio Feruglio* te Trelew (Argentinië) verkregen volgens de werkwijze van Chinsamy en Raath[46] en bestudeerd onder een petrografische polarisatiemicroscoop.

Beenderhistologie

Grote beenderen hebben algemene histologische kenmerken gemeen. Het vast beenweefsel bestaat voornamelijk uit compact (corticaal) Haversiaan been. De bloedvaten, zenuwen en osteocyten in compact been organiseren zich zo dat kanalen van Havers ontstaan. Kanalen van Havers (hoofdbloedvaten) bestaan uit een arterieel en veneus bloedvat en een zenuwvezel met daaromheen concentrische ringen van beenweefsel. In de inwendige cortex werden secundaire osteons van meer dan één generatie aangetroffen. In dit gebied lijken de Haversiaanse kanalen langer, wat erop wijst dat ze zich in een vroeg ontwikkelingsstadium bevinden. Resten van primair been[38] werden opgemerkt in het bovenste deel van de cortex. Primaire osteons zijn meestal in de lengterichting georiënteerd en zijn in concentrische laminae[32] gerangschikt. Korte vasculaire ruimten rond de omtrek en radiale vasculaire ruimten werden ook opgemerkt, maar ze komen veel minder voor. De osteocyt-lacunae[47] zijn afgerond of licht verlengd van vorm. Fibrolamellair been wordt onderbroken door dicht opeen gepakte lijnen van onderbroken groei ("LAGs" of *lines of arrested growth*). Deze lijnen kunnen enkele of dubbele lijnen zijn. In het specimen MPEF-PV 3399/44 werden minstens zeven LAGs opgemerkt. In de uitwendige cortex zijn er geen belangrijke veranderingen in de intrinsieke vezel oriëntering en in de dichtheid van de vasculaire ruimtes. De aanwezigheid van compact Haversiaan been en de aanzienlijke verkleining van de ruimtes tussen LAGs vlak onder het beenvlies wijzen erop dat al de bestudeerde specimina fysiek volwassen waren en stierven tijdens een fase van vertraagde groei.[48] Maar de afwezigheid van een buitenste laag been met dicht opeen gepakte LAG's[49] wijst erop dat de specimina nog steeds groeiden.

Wervelhistologie


Twee chevrons[5] en enkele staartwervels in het *Museo Paleontolǒgico Egidio Feruglio* te Trelew, Chubut, Argentinië. Laat-Albien (laat Onder-Krijt) van de *Cerro Barcino*-formatie, provincie Chubut, Patagonië, Argentinië.

Het vleugelvormige transversale uitsteeksel van een gedeeltelijk gepreserveerde tweede staartwervel vertoont een zwaar gepneumatizeerde inwendige structuur[50] dat uit dikke trabeculae (1 tot 5 mm) bestaat die kleine ruimtes van onregelmatige vorm omsluiten. Een trabecula is een dikwijls microscopisch klein, staafvormig stukje weefsel dat over het algemeen een mechanische functie heeft en dat gewoonlijk uit compact collageenweefsel opgebouwd is. Beenachtige trabeculae zijn gedeeltelijk of volledig bedekt door lamellair beenweefsel[51] dat tijdens verschillende generaties omwisseling van been afgezet werd. Inwendig bestaan de trabeculae uit compact Haversiaan been. Het corticaal weefsel is dun, even dun of dunner dan sommige benige trabeculae, en bestaat meestal uit secundair beenweefsel. De osteonen van het Haversiaan been hebben verschillende vormen en afmetingen en zijn verschillend georiënteerd. Ze zijn onderling verbonden door kanalen van Volkmann. Deze laatste zijn dus dwarsverbindingen tussen de kanalen van Havers. De kanalen van Volkmann lopen haaks op de kanalen van Havers en verbinden de bloedvaten met elkaar en met het periosteum (beenvlies).

In het buitenste deel van de cortex werden resten van primair been aangetroffen. Dit been lijkt veelal avasculair (zonder bloedvaten) en bevat overvloedig vezels van Sharpey. Ook in primair been kan men groeilijnen onderscheiden. De slechte preservering van de uitwendige cortex sluit een meer gedetailleerde kenschetsing van het primair beenweefsel uit. Het beenweefsel van de toppen van de doornuitsteeksels van de voorste staartwervels bestaat voornamelijk uit secundaire osteons van verschillende generaties en in verschillende ontwikkelingsstadia. Kanalen van Havers worden hier en daar onderling verbonden door kanalen van Volkmann. Primair been bestaat uit een weefsel zonder bloedvaten dat door ruwe bundels gemineraliseerde collagene vezels gevormd wordt. Deze zijn meestal in de lengterichting gerangschikt maar op sommige plaatsen kan dit wat variëren. In het primair been zijn lacunae van beencellen niet duidelijk te onderscheiden. De histologische gegevens van zowel het dwarsuitsteeksel als de top van het doornuitsteeksel van de voorste staartwervel ondersteunen de conclusies van de macroscopische vaststellingen. Het overvloedige voorkomen van vezels van Sharpey in het dwarsuitsteeksel van de voorste staartwervel wijst op de aanhechtingsplaats van een sterke spier in dit gebied.

Lichaamsgewicht

Voor het schatten van het lichaamsgewicht van *Patagotitan mayorum* werden, gebaseerd op de beschikbare overblijfselen, twee alternatieve methoden gebruikt, namelijk volumetrische reconstructie[52] en de methode van het meten van de omtrek van grote beenderen.[53]

Het meten van de omtrek van grote beenderen

De methode van het meten van de omtrek van grote beenderen werd voor het eerst door Anderson[54] gebruikt. Deze berekeningsmethode beschouwt het lichaamsgewicht als een afgeleide van de omtrek van het dijbeen bij bipedale dieren en het dijbeen + het opperarmbeen bij quadrupedale (viervoetige) dieren. Voor het schatten van het gewicht van *Patagotitan mayorum* werd de variant van Campione en Evans gebruikt.[53] Dit is een schaalvergelijking, aangepast voor fylogenetische correlatie/covariatie tussen soorten. Het toepassen van deze methode resulteerde in een geschat gewicht van 69,092 ton, en tussen 51,819 en 86,365 ton indien rekening gehouden wordt met de *PEE* (*mean percent prediction error*). Deze schattingen liggen veel hoger dan de schattingen door Benson et al.[55] voor *Dreadnoughtus schrani* (59,290 ton), *Apatosaurus louisae* (41,268 ton), *Futalognkosaurus dukei* (38,138 ton), *Alamosaurus sanjuanensis* (35,163 ton) en *Giraffatitan brancai* (34,003 ton). Gebaseerd op de schaalvergelijking van Campione en Evans liggen de schattingen van het gewicht van deze grote Sauropoda tussen 49 tot 85% van het geschatte lichaamsgewicht van *Patagotitan mayorum*. De gigantische sauropoden *Argentinosaurus huinculensis* en *Puertasaurus reuili* werden vóór de ontdekking van *Patagotitan* als de grootste beschouwd, maar de toepassing van de schaalvergelijking op deze soorten is problematisch of onmogelijk omdat de resten te fragmentarisch zijn.

Volumetrische reconstructie

Deze methode gebruikt een driedimensionaal schaalmodel dat op een gereconstrueerd volledig skelet gebaseerd is. Het werd in het verleden toegepast op verschillende geslachten Sauropoda.[52][56][57] Voor de schatting van het lichaamsgewicht van *Patagotitan* werd eveneens een digitaal gereconstrueerd skelet gebruikt dat ontworpen werd op basis van oppervlaktescans van de fossiele beenderen. Het digitale skelet werd vervolledigd door middel van gereconstrueerde driedimensionale beenderen voor de ontbrekende delen van het skelet. Het driedimensionale model van *Patagotitan* werd volgens de werkwijze van Sellers et al.[52] verdeeld in de volgende lichaamssegmenten: de schedel, de nek, de romp, de staart, het opperarmbeen, het spaakbeen tezamen met de ellepijp, de handwortelbeenderen tezamen met de hand, het dijbeen, het scheenbeen tezamen met het kuitbeen en de voetwortelbeenderen tezamen met de voet. Het model werd in een positie gezet met de nek en de staart horizontaal gehouden en de ledematen volledig uitgestrekt. Voor elk segment werd een minimum convex omhulsel berekend, waardoor een schatting van een minimaal volume voor het volledige dier berekend kon worden.

Omdat schattingen van lichaamsgewicht door middel van volume dichtheid als een variabele vereisen, werd een dichtheid van 1 ton/m³ gebruikt.[52][56][57][58] Het ademhalingssysteem werd gereconstrueerd en er werd rekening mee gehouden in de schatting van het totale minimum convex omhulsel, waardoor een nieuwe dichtheid voor het hele digitaal gereconstrueerd skelet verkregen werd. Bij toepassing van het minimum model is het geschatte lichaamsgewicht voor *Patagotitan* 44,210 ton. Dit is 64% van het geschatte lichaamsgewicht verkregen door toepassing van de methode van het meten van de omtrek van grote beenderen[53] en is consistent met eerdere vaststellingen van verschillen tussen de door beide methoden bekomen resultaten.[56] De schatting van 44,210 ton is hoger dan de schatting van het minimum convex omhulsel-lichaamsgewicht van andere grote Sauropoda zoals *Giraffatitan* (25,280 ton), *Apatosaurus* (26,630 ton) of *Dreadnoughtus* (26,910 ton).[55][56] De volumetrische schattingen uitgevoerd op deze sauropoden schommelen tussen 57 en 60% van het geschatte lichaamsgewicht van *Patagotitan*.

Groottevergelijking van ruggenwervels

Om de lichaamsomvang van *Patagotitan* met andere gigantische Titanosauria van Patagonië (Argentinosaurus, Puertasaurus en Notocolossus) te vergelijken werden ook de voorste ruggenwervels (de tweede en de derde ruggenwervels) gebruikt, die dus bekend zijn van alle drie de genera. Alhoewel interspecifieke allometrie[59] deze vergelijking kan vertekenen, wordt de kans op extreme verschillen in lichaamsbouw kleiner door de nauwe fylogenetische verwantschap tussen deze titanosauriërs. Naar analogie met de methode voor het schatten van het lichaamsgewicht met behulp van lichaamssegmenten werd van het vooraanzicht van de tweede en de derde ruggenwervel van *Patagotitan*, *Argentinosaurus*, *Puertasaurus* en *Notocolossus* een veelhoek gemaakt waarvan alle uiterste punten onderling verbonden werden. Zulke veelhoek is het tweedimensionale equivalent van de methode van het minimum convex omhulsel gebruikt bij driemensionale modellen.[52] Van de verkregen minimum veelhoeken werd het oppervlak berekend.

Voor de onderlinge vergelijking van de ruggenwervels werden, afhankelijk van de bewaarde delen, drie parameters gebruikt. Deze parameters zijn de totale breedte van het transversale uitsteeksel, het totale oppervlak van de veelhoek gebruik makend van de volledige wervel (in vooraanzicht) en het dorsale oppervlak van de veelhoek. Het totale oppervlak van de veelhoek (in vooraanzicht) gevormd door de tweede ruggenwervel van *Patagotitan* bedraagt 1,062 m². Dit is 8,7 % groter dan de tweede ruggenwervel van *Puertasaurus* (met een oppervlakte van 0,977 m²) en 60 % groter dan de tweede ruggenwervel bij *Notocolossus* (met een oppervlakte van 0,662 m²). Van *Argentinosaurus* is de tweede ruggenwervel niet bewaard gebleven, waardoor vergelijkingen met andere titanosauriërs enkel kunnen gebeuren aan de hand van ruggenwervel drie. Maar daar van deze het wervellichaam ontbreekt, kan enkel het dorsale oppervlak van de veelhoek voor onderlinge vergelijking gebruikt worden. De veelhoek van de tweede ruggenwervel van *Patagotitan* heeft een dorsaal oppervlak van 0,703 m². Dit is 24 % groter dan hetzelfde oppervlak bij *Notocolossus*, 18 % groter dan hetzelfde oppervlak bij *Puertasaurus* en 12 % groter dan bij het dorsale oppervlak van de veelhoek van ruggenwervel drie bij *Argentinosaurus*.

Het grootste verschil tussen de vier Titanosauria wordt veroorzaakt door de dorsoventraal[60] hogere en de lateromediaal (overdwars) bredere voorste ruggenwervels van *Patagotitan*. Ook de derde ruggenwervel van *Patagotitan* werd met de derde ruggenwervel van *Argentinosaurus* vergeleken. Het doornuitsteeksel ontbreekt bij *Patagotitan* zodat de hoogte van het doornuitsteeksel onbekend is en dit gebied van de wervel dus niet in de veelhoek kan opgenomen worden. Daarom werd bij beide geslachten de afstand tussen de linker- en rechterdiapofysen vergeleken, de breedte van de wervel dus. Deze afstand bedraagt 127 cm bij *Argentinosaurus* en 138 cm bij *Patagotitan*. De voorste ruggenwervel van *Puertasaurus* is iets minder breed dan bij *Argentinosaurus*.[61] De onderlinge vergelijking van de ruggenwervels die bij alle drie de genera bewaard gebleven zijn, leert dat de ruggenwervels van *Patagotitan* 8 tot 18 % groter zijn dan bij *Argentinosaurus* en *Puertasaurus* en nog groter dan bij *Notocolossus*, afhankelijk van de punten op de wervels die voor de vergelijkingen gebruikt werden (voor de bepaling van het oppervlak van de veelhoeken). De enige manier om met de huidige methoden voor *Argentinosaurus* en *Puertasaurus* betrouwbare schattingen van het lichaamsgewicht te bekomen, is in feite het vinden van nieuwe fossielen die aan deze genera kunnen toegewezen worden.

Lichaamsgrootte

Patagotitan had een (geschatte) lengte van 37 meter en een (geschat) gewicht van 69 ton. De eerste schattingen resulteerden in een lengte van 40 meter en een gewicht van 77 ton. De wetenschappelijke auteur Brian Switek merkte hierbij op dat het nog te vroeg was om de precieze lichaamsomvang en het precieze gewicht te berekenen en dat deze later bij de wetenschappelijke beschrijving zouden kunnen herzien worden naar respectievelijk 33,5 meter en 45,4 ton. De nek werd waarschijnlijk meestal ongeveer horizontaal gehouden, maar *Patagotitan* kon tot op een hoogte van ongeveer veertien meter "grazen".

***Patagotitan mayorum* carballido *et al.*, 2017**											
Afmetingen van de beenderen											
Skeletdeel	**specimen**	**lengte**	**breedte vooraan**	**breedte midden**	**breedte achteraan**	**breedte minimaal**	**hoogte**	**hoogte vooraan**	**hoogte midden**	**hoogte achteraan**	**omtrek**
Borstbeenplaat	MPEV-PV 3400/20	89,80 cm	54,50 cm								
Schouderblad	MPEV-PV 3400/23	196,50 cm	111,00 cm	40,80 cm	71,50 cm						
Coracoid	MPEV-PV 3400/24	61,50 cm	114,50 cm								
Schaambeen	MPEV-PV 3400/25	140,00 cm	74,00 cm	57,00 cm							
Dijbeen	MPEV-PV 3400/27	236,00 cm	63,50 cm	68,50 cm	36,00 cm						
Dijbeen	MPEV-PV 3400/27	235,00 cm	65,00 cm	67,00 cm	39,00 cm						93,50 cm
Dijbeen	MPEV-PV 3399/44	238,00 cm	66,00 cm	55,00 cm[62]	40,00 cm						101,00 cm
Zitbeen	MPEV-PV 3400/40	107,50 cm	75,50 cm								
Opperarmbeen	MPEV-PV 3397	167,50 cm	62,50 cm	55,00 cm	24,50 cm						78,20 cm
Ellepijp	MPEV-PV 3399/27	105,00 cm	52,50 cm	29,00 cm	23,00 cm						
Spaakbeen	MPEV-PV 3399/28	107,00 cm	31,50 cm	39,00 cm	19,00 cm						

Monospecificiteit

Van de twee meest volledige dieren, **MPEF-PV 3400** en MPEF-PV 3399, bevinden zich een aantal van de gevonden beenderen op dezelfde plaats in het skelet, wat toelaat om vergelijkingen tussen deze specimina te maken. Deze vergelijkingen tonen aan dat de specimina autapomorfieën gemeen hebben en dat er geen anatomische verschillen zijn. De *La Flecha*-groeve is dus een monospecifieke vindplaats. Ook de afzonderlijk gevonden opperarmbeenderen en dijbeenderen, zelfs van verschillende niveaus afkomstig, hebben autapomorfiën gemeen en vertonen geen anatomische verschillen. Er werd dus slechts één geslacht gevonden, *Patagotitan*, en slechts één soort, *Patagotitan mayorum*. Van zowel **MPEF-PV 3400** als MPEF-PV 3399 werden ruggenwervels gevonden die zowel wat afmetingen als morfologie betreft geen enkel verschil tonen. Twee van deze ruggenwervels zijn zelfs afkomstig van dezelfde positie in de wervelkolom. Van beide specimina is ook nog een wervel van vooraan in de staart bekend die bijna identiek is en dijbeenderen die iets verschillen in grootte (minder dan 5%), maar dezelfde morfologie hebben, de rechte laterale rand inbegrepen. Van **MPEF-PV 3400** en MPEF-PV 3399 zijn geen opperarmbeenderen gevonden, maar de *La Flecha*-groeve leverde twee opperarmbeenderen uit de horizont FLV1 en één uit FLV2 die naast de afmetingen en algemene morfologie ook een grote uitstulping op het posterolaterale[44] oppervlak gemeen hebben, wat weer aantoont dat deze vindplaats monospecifiek is.

Paleo-ecologie

Patagotitan leefde in een gebied waarin overstromingsvlaktes van meanderende rivieren met bossen afgewisseld werden. Het klimaat was tropisch warm. Op de locatie waar de zes individuen gevonden werden bevond zich waarschijnlijk een meer waar de Titanosauriërs regelmatig kwamen drinken en dat tijdens perioden van grote droogte tijdelijk verdween. Het is dus mogelijk dat dinosauriërs periodiek omkwamen door onder meer gebrek aan water. De kadavers moeten vleeseters aangetrokken hebben, bijvoorbeeld *Tyrannotitan*, want op de vindplaats werden 57 uitgeworpen tanden van Theropoda gevonden. Een tweede aanwijzing van de aanwezigheid van vleeseters/aaseters is een dijbeen dat sporen vertoont van vertrappeling.

Dinosauriërs van de Cerro Barcino-Formatie				
geslacht	**soort**	**locatie**	**fossiel materiaal**	**fylogenie**
Chubutisaurus	*Chubutisaurus insignis*	Bayo Overo Member	onvolledig skelet zonder schedel	Sauropoda, Titanosauria
Genyodectes	*Genyodectes serus*	Cerro Castaño Member	voorkant van premaxillae en maxillae met vele tanden	Theropoda, Ceratosauria[63]
Megalosaurus	*Megalosaurus inexpectatus*	Bayo Overo Member	tand	Theropoda, Megalosauridae
Tyrannotitan	*Tyrannotitan chubutensis*	Cerro Castaño Member	twee onvolledige skeletten	Theropoda, Carcharodontosauridae

Naast *Patagotitan* en andere Dinosauria werden in de *Cerro Castaño Member* ook nog beenderen van een krokodilachtige gevonden; *Barcinosuchus gradilis*[64] (klade Mesoeucrocodylia, klade Metasuchia, familie Peirosauridae). Het skelet bestaat uit een schedel, een onderkaak en postcrania (beenderen die achter de schedel gelegen zijn) en werd in het benedendeel van de Cerro Castaño Member gevonden nabij Sierra de la Cicuta (El Escorial, provincie Chubut). *Barcinosuchus gradilis* Leardi & Pol, 2009 is het holotype (**MPEF-PV 3095**) van het taxon en werd in 2009 door Martín Leardi en Diego Pol beschreven.

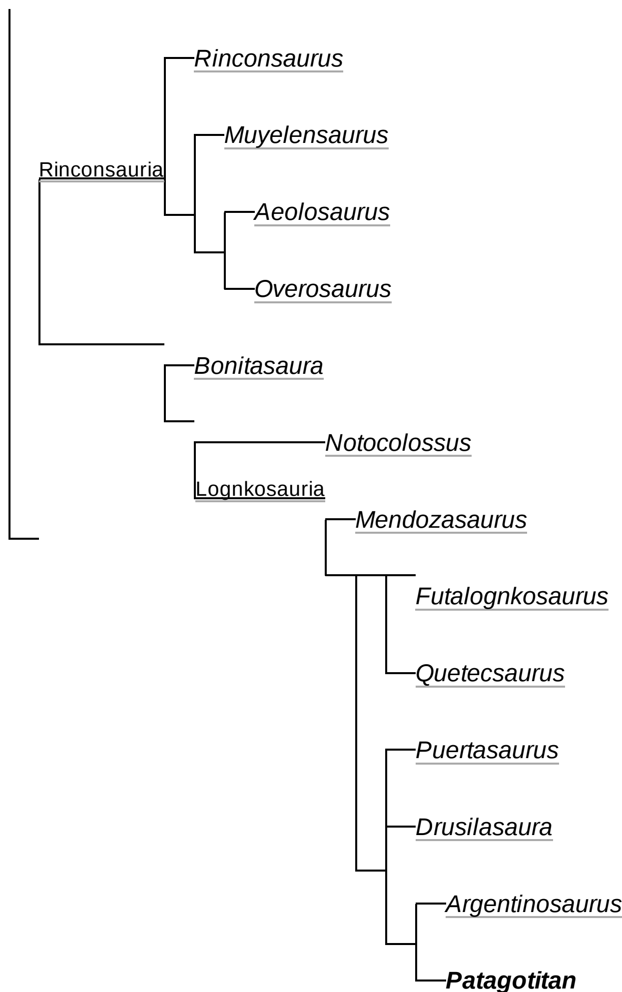
Fylogenie

Om de fylogenetische positie van *Patagotitan mayorum* te bepalen werd in 2017 het genus in een cladistische analyse in een gewijzigde versie van de datamatrix van Carballido et al.[65] opgenomen. De wijzigingen zijn onder meer de opname in de analyse van meerdere taxa en kenmerken en een twintigtal wijzigingen die vooral op nieuwe gegevens gebaseerd zijn. De bekomen datamatrix bestaat uit 87 taxa en 405 kenmerken. De verzameling taxa bestaat uit drie basale Sauropodomorpha, zeventien basale Sauropoda (*Haplocanthosaurus* inbegrepen), zeventien Diplodocoidea (tien Rebbachisauridae, vier Dicraeosauridae en drie Diplodocidae) en vijftig Macronaria (28 Titanosauria en 22 niet-Titanosauria). De 405 kenmerken van de datamatrix zijn samengesteld uit 119 kenmerken van de schedel, 36 van de halswervels, 54 van de ruggenwervels, vier van de ribben, zes van het sacrum, 53 van de staartwervels, 54 van de voorpoten en 78 van de achterpoten.

Patagotitan mayorum in vergelijking met de mens.

Uit deze analyse blijkt dat *Patagotitan* het nauwst verwante zustertaxon is van *Argentinosaurus*, met *Mendozasaurus* als hun meest recente gemeenschappelijke voorouder binnen de klade Lognkosauria.

Eutitanosauria
- *Dreadnoughtus*
- Lithostrotia
  - *Malawisaurus*
  - *Baurutitan*
  - *Nemegtosaurus*
  - *Trigonosaurus*
  - *Alamosaurus*
  - *Opisthocoelicaudia*
  - *Saltasaurus*
  - *Neuquensaurus*
  - *Rapetosaurus*
  - *Isisaurus*
  - *Tapuiasaurus*



Literatuur

- Carballido, J.L., Pol, D., Otero, A., Cerda, I.A., Salgado, L., Garrido, A.C., Ramezani, J.R., Cúneo, N.R., Krausel, J.M., 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. Proceedings Royal Society B 284: 20171219. DOI:10.1098/rspb.2017.1219 (https://dx.doi.org/10.1098%2Frspb.2017.1219)
- Foix, N., Paredes, J.M., Allard, J.O., Giacosa, R. (2011). Fluvial styles, palaeohydrology and modern analogues of an exhumed, Cretaceous fluvial system: Cerro Barcino Formation, Cañadón Asfalto Basin, Argentina. Cretaceous Research 34 (2012) 298-307. DOI:10.1016/j.cretres.2011.11.010 (https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.cretres.2011.11.010)
- Patagotitan op de Engelstalige Wikipedia
- http://fossilworks.org/bridge.pl?a=taxonInfo&taxon_no=164273

Bronnen, noten en/of referenties

1. Volgens de *Geological Time Scale 2012*.
2. Ogg, J. G., Hinnov, L. A., 2012. The Cretaceous Period. In: Gradstein et al., The Geologic Time Scale 2012. Elsevier Publ. Co.
3. Museo Paleontológico Egidio Feruglio.
4. Paleontologia de Vertebrados.
5. De Nederlandstalige benaming voor het Franse *"chevron"* is h(a)emaalboog, de directe vertaling van *arcus haemalis*. Behalve bij dinosauriërs en vele andere reptielen komen ze ook bij sommige zoogdieren voor (bijvoorbeeld kangoeroes). Chevrons bestaan uit gepaarde en verbonden beenstructuren aan de ventrale zijde (de onderkant) van de staartwervels. Samen vormen die overdwars een boogvorm. Door die boog lopen de aders en zenuwen. De verbinding aan hun uiteinde kan weer als een enkelvoudige structuur verder uitsteken, meestal naar achteren of, zoals bij *Diplodocus*, ook nog naar voren. Als de structuren niet verbonden zijn heten ze geen *chevron*. Een dergelijke losse helft wordt daarom *processus haemalis* genoemd ("h(a)emaaluitsteeksel"). De functie van de *chevrons* is het beschermen van zenuwen en bloedvaten wanneer het dier bijvoorbeeld op de staart steunt of de staart over de grond sleept.
6. Lesta, P.J., and Ferello, R., 1972. Region extraordinaria de Chubut y norte de Santa Cruz, in Geologia regional Argentina : Cordoba, Academia Nacional de Ciencias, p. 601-654.
7. Figari, E.G., Courtade, S.F., 1993. Evolución tectosedimentaria de la cuenca de Cañadón Asfalto, Chubut, Argentina. 12e Congreso Geológico Argentino, Actas 1 pp. 66-77.
8. Manassero, M., Zalba, P.E., Andreis, R., Morosi, M., 1998. Estratigrafía y composición de sucesiones volcaniclásticas de la Formación Cerro Barcino (Grupo Chubut, Cretácico Superior) entre Los Altares y Las Plumas, Chubut, Argentina. VII Reunión Argentina de Sedimentología, Actas I, pp. 213-215.
9. Cladera, G., Limarino, C.O., Alonso, M.S., Rauhut, O., 2004. Controles estratigráficos en la preservación de restos de vertebrados en la Formación Cerro Barcino (Cenomaniano), Provincia del Chubut. Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología 11, 39-55.
10. Figari, E., 2011. The Sierra de la Manea Formation (Titho-Neocomian) composite stratotype, Cañadón Asfalto basin, Patagonia, Argentina. XVIII Congreso Geo-lógico Argentino, Resúmenes, 1012-1013.

11. Musacchio, E., 1972. Charophytas del Cretácico Inferior en sedimentitas chubutenses al este de La Herrería, Chubut. Ameghiniana 9, 354-356.
12. Musacchio, E.A., Chebli, G.A., 1975. Ostrácodos no marinos y carófitas el cretácico inferioren las provinciasde Chubut y Neuquén,Argentina.Ameghiniana 12,70-96.
13. Chebli, G.A., Nakayama, C., Sciutto, J.C., Serraiotto, A.A., 1976. Estratigrafía del Grupo Chubut en la región central de la provincia homónima. Actas 4e Jornadas Geológicas Argentinas 1, pp. 375-392.
14. Codignotto, J., Nullo, F., Panza, J., Proserpio, C., 1978. Estratigrafía del Grupo Chubut entre Paso de Indios y Las Plumas, provincia del Chubut, Argentina. Actas 7e Congreso Geológico Argentino, pp. 471-480.
15. Manassero, M., Zalba, P.E., Andreis, R., Morosi, M., 2000. Petrology of continental pyroclastic and epiclastic sequences in the Chubut Group (Cretaceous): Los Altares-Las Plumas area, Chubut, Patagonia Argentina. Revista Geológica de Chile 27, 13-26.
16. Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Novas, F.E., Cuneo, R., Puerta, P., Vacca, R., 2000. Theropods from the "Middle" Cretaceous Chubut Group of the San Jorge sedimentary basin, central Patagonia. A preliminary note. Gaia 15, 111-115.
17. Mudstone (Artikel in Engelstalige Wikipedia)
18. Isotoop-dilutieanalyse is een methode om het aantal chemische substanties te bepalen. In haar meest eenvoudige vorm omvat deze methode het toevoegen van gekende hoeveelheden met isotopen verrijkte substantie aan een geanalyseerd staal.
19. Ramezani, J., Hoke, G.D., Fastovsky, D.E., Bowring, S.A., Therrien, F., Dworkin, S.I., Atchley, S.C. & Nordt, L.C. 2011. High-precision U-Pb zircon geochronology of the Late Triassic Chinle Formation, Petrified Forest National Park (Arizona, USA): Temporal constraints on the early evolution of dinosaurs. Geological Society of America Bulletin, 123, 2142-2159. DOI:10.1130/b30433.1 (https://dx.doi.org/10.1130%2Fb30433.1)
20. *Geological Time Scale* 2012.
21. Door 'CA ("Chemical Abrasion")-TIMS' kunnen zirkoonomgevingen die lood verloren hebben volledig verwijderd worden en kan daarna een residueel perfect gesloten systeem zirkoon geanalyseerd worden.
22. 'SHRIMP' (Sensitive High-Resolution Ion MicroProbe) is een dubbelfocus-secundaire-ion-massaspectrometer (SIMS) met een grote diameter. Het is een elektronenmicrosonde dat een monster onder vacuüm met een straal primaire ionen bombardeert. Deze straal maakt secundaire ionen los die gefocused, gefilterd en gemeten worden naargelang hun energie en massa. De SHRIMP wordt vooral gebruikt voor geologische en geochemische toepassingen. Het kan het isotopisch en elementair voorkomen van mineralen meten op een 30 micrometer schaal en is daarom geschikt voor de analyse van complexe mineralen in metamorfe gesteenten en in sommige stollingsgesteenten, en voor relatief snelle analyse van statistisch valide sets detritusmineralen (erosieresten van mineralen) in sedimentaire gesteenten. SHRIMP wordt het meest gebruikt in de uranium-thorium-loodgeochronologie en kan ook gebruikt worden voor het meten van het voorkomen van enkele andere isotopen en elementen.
23. Suárez, M., Márquez, M., De La Cruz, R., Navarrete, C., & Fanning, M. (2014). Cenomanian-? Early Turonian minimum age of the Chubut Group, Argentina: SHRIMP U-Pb geochronology. Journal of South American Earth Sciences, 50, 67–74. DOI:10.1016/j.jsames.2013.10.008 (https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.jsames.2013.10.008)
24. Carmona, R.P., Umazano, A.M., Krause, J.M. (2016) Estudio estratigráfico y sedimentológico de las sedimentitas portadoras de los titanosaurios gigantes del Albiano tardío de Patagonia Central, Argentina. Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis, 23, 127–132.
25. 'Heterolitisch' betekent dat in een stratigrafisch profiel gesteentelagen met een bepaalde lithologische samenstelling afgewisseld worden door gesteentelagen met een andere lithologische samenstelling
26. González Riga B. 2005 Nuevos restos fósiles de Mendozasaurus neguyelap (Sauropoda, Titanosauria) del Cretácico Tardío de Mendoza, Argentina. Ameghiniana 42, 535–548.
27. Calvo JO, Porfiri JD, González-Riga BJ, Kellner AWA. 2007. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. Ann. Acad. Brasileira Cienc. 79, 529–541. DOI:10.1590/S0001-37652007000300013 (https://dx.doi.org/10.1590%2FS0001-37652007000300013)
28. Bonaparte JF, González Riga B, Apesteguía S. 2006. Ligabuesaurus lenzai gen. et sp. nov. (Dinosauria, Sauropoda), a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. Cretaceous Res. 27, 364–376. DOI:10.1016/j.cretres.2005.07.004 (https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.cretres.2005.07.004)
29. Het hyposfeen-hypantrum-gewricht is een extra gewricht aan de wervels van verschillende fossiele reptielen uit de groep Archosauromorpha. Het bestaat uit een uitsteeksel aan de achterkant van de wervels, het hyposfeen, dat past in een uitsparing in de voorkant van de volgende wervel, het hypantrum. Hyposfeen-hypantrum gewrichten komen voor in de ruggenwervels en soms ook in de achterste halswervels en in de voorste staartwervels.
30. Schwarz D, Frey E, Meyer C. 2007. Novel reconstruction of the orientation of the pectoral girdle in sauropods. Anat. Rec. 290, 32–47. DOI:10.1002/ar.20405 (https://dx.doi.org/10.1002%2Far.20405)
31. Fronimos JA, Wilson JF. 2017 Neurocentral suture complexity and stress distribution in the vertebral column of a sauropod dinosaur. Ameghiniana 54, 36–49. DOI:10.5710/AMGH.05.09.2016.3009 (https://dx.doi.org/10.5710%2FAMGH.05.09.2016.3009)
32. Een 'lamina' is een dun laagje, een blaadje, plaatje of lamel.
33. "Prespinaal" betekent "vóór de wervel gelegen".
34. "Postspinaal" betekent "achter de wervel gelegen".
35. Salgado L, García RA. 2002 Variación morfológica en la secuencia de vértebras caudales de algunos saurópodos titanosaurios. Rev. Esp. Paleontol. 17, 211–216.
36. Whitlock JA, D'Emic MD, Wilson JF. 2011 Cretaceous diplodocids in Asia? Re-evaluating the phylogenetic affinities of a fragmentary specimen. Palaeontology 54, 351–364. DOI:10.1111/j.1475-4983.2010. 01029.x (https://dx.doi.org/10.1111%2Fj.1475-4983.2010.+01029.x)
37. Gallina PA, Apestegui´a S. 2015 Postcranial anatomy of Bonitasaura salgadoi (Sauropoda, Titanosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia. J. Vertebr. Paleontol. 35, e924957. DOI:10.1080/02724634.2014.924957 (https://dx.doi.org/10.1080%2F02724634.2014.924957)
38. 'Primair been' is het initiële beenweefsel dat tijdens de embryonale ontwikkeling en bij het helen van breuken gevormd wordt. Het wordt door de willekeurige plaatsing van collageen vezels gekenmerkt. Op de meeste plaatsen is het bij volwassen dieren vervangen door secundair been.
39. "Avasculair beenweefsel" bevat geen bloedvaten.
40. Het meervoud, "borstbeenderen", is hier van toepassing omdat het bij dinosauriërs om losse elementen gaat die normaliter niet vergroeid zijn en die volgens sommige interpretaties langs elkaar heen konden schuiven bij het lopen.
41. "Proximodistaal" betekent 'van het midden van het lichaam naar het verst afgelegen punt van het midden van het lichaam.'
42. Bij ledematen of aanhangsels beschrijven de woorden "proximaal" of distaal, of de woorden centraal of perifeer, of een bepaald punt zich dichterbij of verder van de aanhechting van de ledemaat of het aanhangsel aan het lichaam bevindt. De woorden "proximaal" en centraal geven dan een punt dichter bij het aanhechtingspunt aan het lichaam aan, terwijl de woorden distaal en perifeer een punt verder weg aangeven.
43. Structuren die meer aan de zijden van het lichaam liggen (meer links of rechts van het midden), worden "lateraal" genoemd.
44. 'Posterolateraal' betekent 'van de achterkant naar de zijkant'.

45. Het vierde dijbeenuitsteeksel is een knobbelvormige uitwas aan de achterkant van het midden van het dijbeen dat als aanhechtingspunt dient voor de *musculus caudofemoralis longus*. Deze spier liep onder de staart door om deze zijdelings te kunnen bewegen en om het dijbeen naar achteren te trekken.
46. Chinsamy, A., & Raath, M. a. (1992). Preparation of fossil bone for histological examination. Palaeontologia Africana, 29, 39–44.
47. In de histologie is een lacuna een kleine ruimte die een osteocyt bevat die door been omgeven is.
48. Klein, N. & Sander, P.M. (2008). Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. Paleobiology 34: 248–264.
49. Chinsamy-Turan. (2005). The microstructure of dinosaur bone. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
50. Wedel, M. J., Cifelli, R. L., & Sanders, R. K. (2000). Sauroposeidon proteles, a new sauropod from the Early Cretaceous of Oklahoma. Journal of Vertebrate Paleontology, 20(1), 109–114. DOI:10.1671/0272-4634(2000)020 (https://dx.doi.org/10.1671%2F0272-4634%282000%29020)
51. 'Lamellen' zijn concentrische ringen beenweefsel die loodrecht op elkaar staan.
52. Sellers, W. I., Hepworth-Bell, J., Falkingham, P. L., Bates, K. T., Brassey, C. a., Egerton, V. M., & Manning, P. L. (2012). Minimum convex hull mass estimations of complete mounted skeletons. Biology Letters, 8(5), 842–845. DOI:10.1098/rsbl.2012.0263 (https://dx.doi.org/10.1098%2Frsbl.2012.0263)
53. Campione, N. E., & Evans, D. C. (2012). A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. BMC Biology, 10(1), 60. DOI:10.1186/1741-7007-10-60 (https://dx.doi.org/10.1186%2F1741-7007-10-60)
54. Anderson, J. F. (1985). Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. J . Zool., Lond. (A), 207, 53–61. DOI:10.1111/j.1469-7998.1985.tb04915.x (https://dx.doi.org/10.1111%2Fj.1469-7998.1985.tb04915.x)
55. Benson, R. B. J., Campione, N. E., Carrano, M. T., Mannion, P. D., Sullivan, C., Upchurch, P., & Evans, D. C. (2014). Rates of Dinosaur Body Mass Evolution Indicate 170 Million Years of Sustained Ecological Innovation on the Avian Stem Lineage. PLoS Biology, 12(5), e1001853. DOI:10.1371/journal.pbio.1001853 (https://dx.doi.org/10.1371%2Fjournal.pbio.1001853)
56. Bates, K. T., Falkingham, P. L., Macaulay, S., Brassey, C., & Maidment, S. C. R. (2015). Downsizing a giant: re-evaluating Dreadnoughtus body mass. Biology Letters, 11(6), 20150215. DOI:10.1098/rsbl.2015.0215 (https://dx.doi.org/10.1098%2Frsbl.2015.0215)
57. Bates, K. T. et al. (2016). Temporal and phylogenetic evolution of the sauropod body plan. Royal Society Open Science, 3:150636. DOI:10.1098/rsos.150636 (https://dx.doi.org/10.1098%2Frsos.150636)
58. Alexander, R. M. (1989). Dynamics of dinosaurs and other extinct giantes (Vol. 194). New York: Columbia University Press. DOI:10.1038/194632c0 (https://dx.doi.org/10.1038%2F194632c0)
59. 'Allometrie' is de studie van het verband van lichaamsomvang in verhouding tot vorm (morfologie), anatomie, fysiologie en gedrag.
60. 'Dorsoventraal' betekent 'van de rugzijde naar de buikzijde' ofwel 'van de bovenkant naar de onderkant'.
61. Fowler, D. W., & Sullivan, R. M. (2011). The First Giant Titanosaurian Sauropod from the Upper Cretaceous of North America. Acta Palaeontologica Polonica, 56(4), 685–690. DOI:10.4202/app.2010.0105 (https://dx.doi.org/10.4202%2Fapp.2010.0105)
62. Gebroken
63. Volgens recente analyses is Genyodectes echter een basaal lid van de Abelisauridae.
64. Juan Martín Leardi and Diego Pol (2009). "The first crocodyliform from the Chubut Group (Chubut Province, Argentina) and its phylogenetic position within basal Mesoeucrocodylia". Cretaceous Research. 30 (6): 1376–1386. doi:10.1016/j.cretres.2009.08.002.
65. Carballido, J. L., Pol, D., Parra Ruge, M. L., Padilla Bernal, S., Páramo-Fonseca, M. E., & Etayo-Serna, F. (2015). A new Early Cretaceous brachiosaurid (Dinosauria, Neosauropoda) from northwestern Gondwana (Villa de Leiva, Colombia). Journal of Vertebrate Paleontology, 35(5), e980505. DOI:10.1080/02724634.2015.980505 (https://dx.doi.org/10.1080%2F02724634.2015.980505)